BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 42 — N° 6, 1970 (1971), pp. 1238-1250.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE PACHYLUS QUINAMAVIDENSIS *(Arachnides, Opilions, Laniatores)*

Par A. MUÑOZ CUEVAS

Introduction

L'étude du développement embryonnaire des Opilions a fait l'objet d'un nombre considérable de travaux. Tous ces travaux, excepté ceux de C. Juberthie sur *Siro rubens* Latreille (Cyphophthalmi), sur *Scotolemon lespesi* Lucas et *Querilhacia querilhaci* Lucas (Laniatores), ont été réalisés sur des représentants du sous-ordre Palpatores. Le but de cette étude sur *Pachylus quinamavidensis* Muñoz est une meilleure connaissance de la famille néotropicale des Gonyleptidae (Laniatores) et des tables chronologiques de son développement en rapport avec la température.

I. — Matériel et méthodes

Depuis 1967, année de leur capture au Chili, les animaux ont été maintenus en élevage au Laboratoire souterrain de Moulis. Immédiatement après la ponte, nous avons déposé les œufs dans des boîtes de Petri sur du papier Joseph humide. Les observations ont été réalisées à la loupe binoculaire après immersion des œufs dans l'huile de paraffine pour rendre le chorion transparent.

II. — Étude de la période embryonnaire

Variation de la taille des œufs

La taille des œufs croît régulièrement de la ponte jusqu'à l'éclosion, comme le montre le tableau suivant :

Tableau I. Variation de la taille des œufs de *P. quinamavidensis* soumis à une température constante de 20°C

Temps	Diamètre des œufs
De la ponte au 7e jour	1 — 1,3 mm
Du 7e au 11e jour	1,4 mm
Du 12e au 32e jour	1,5 mm
Du 32e au 37e jour	1,6 mm

Les différentes phases du développement embryonnaire

La vie d'un Opilion se divise en quatre grandes périodes qui sont les périodes embryonnaire, larvaire, nymphale et adulte. D'après C. Juberthie, on appelle période embryonnaire chez les Opilions celle qui s'étend de la ponte à la première mue non comprise. La période embryonnaire s'arrête lorsque l'organisation de l'embryon est terminée et avant que ne commencent dans le chorion les processus préparatoires de la première mue.

Le développement embryonnaire de *P. quinamavidensis* peut être divisé en cinq phases principales :

I. La segmentation

II. La formation de la bandelette germinative

III. La métamérisation du prosoma

IV. L'inversion de l'embryon

V. L'organogenèse larvaire

III. — Étude du développement en rapport avec la température

Table chronologique du développement à 20°C

La durée moyenne de chacune des phases a été déterminée :

I. Segmentation : de la ponte au 5e jour

II. Formation de la bandelette germinative : du 5e au 10e jour

III. Métamérisation du prosoma : du 10e au 13e jour

IV. Inversion de l'embryon : du 13e au 21e jour

V. Organogenèse larvaire : du 22e au 29e jour

Larve : du 30e au 37e jour

Phases I et II

L'étude des phases de la segmentation et de la formation de la bandelette germinative est seulement ébauchée ; ceci est dû à la méthode que nous avons employée.

Phase III

Elle est caractérisée par d'importantes migrations cellulaires, par la formation des ébauches appendiculaires du prosoma, de la plaque céphalique et de la plaque anale. Au début de cette phase se différencient simultanément six somites, la plaque céphalique et la plaque anale. Par des migrations cellulaires de la face dorsale vers la face ventrale, les somites et les plaques se regroupent à la face ventrale du vitellus. Cette phase est la plus courte et ne comporte que trois stades.

Phase IV

Elle est caractérisée par l'inversion de l'embryon. Au cours de cette phase, on observe : la formation des replis oculaires, le rapprochement des chélicères vers la ligne médio-antérieure, la formation de l'orifice buccal, des griffes et des phanères, la croissance des appendices et un début de pigmentation de l'embryon.

L'inversion de l'embryon a de multiples conséquences, la plus importante étant l'enfoncement de la partie médio-ventrale des premiers sternites entre les ébauches des pattes 3 et 4 ; l'ébauche de l'orifice génital est alors déplacée vers l'avant entre les hanches des pattes.

La croissance des ébauches appendiculaires commence et se termine avec cette phase. Les ébauches des appendices qui, au début du stade IV 1, ne sont représentés que par un bourrelet de la paroi et sont donc difficilement observables, grossissent rapidement. Au stade IV 5, les ébauches de la 2e paire de pattes ambulatoires croissent. Au cours de leur croissance les appendices présentent l'aspect de renflements et d'étranglements alternés ; ces étranglements correspondent aux futures articulations de l'appendice larvaire. Les griffes apparaissent au stade IV 6. Les deux replis oculaires commencent à se différencier sur la plaque céphalique au stade IV 2 ; ces replis ont la forme de croissants. Au même stade, se différencie le rostre ou lèvre supérieure. Au moment de son apparition le rostre occupe une position pré-chélicérienne. Au stade IV 4, nous observons un déplacement des chélicères vers la ligne médio-ventrale ; c'est au cours de cette même période que le rostre se déplace vers l'arrière et que les lobes maxillaires des pattes-mâchoires se différencient. Les lobes maxillaires de la première paire de pattes ambulatoires se différencient au stade IV 5 et la lèvre inférieure au stade IV 6 en achevant la formation d'un orifice buccal. Nous observons les lignes de sutures des hanches à partir du stade IV 4, ces lignes qui se feront plus nettes au fur et à mesure du déroulement de la phase IV. La phase IV se termine avec l'apparition de la pigmentation sur la partie dorsale de l'embryon.

Phase V

Au cours de cette phase s'effectuent la formation des cæcums digestifs et la différenciation des yeux et du cœur ; les tissus commencent à se pigmenter. Cette phase se termine avec le premier battement du cœur.

La formation des cæcums digestifs : elle commence dès le premier stade et dure presque toute la phase V. La partie dorsale du vitellus se segmente tout d'abord sur ses bords en délimitant les futurs cæcums digestifs, en même temps que se différencie

à l'avant une gouttière sagittale, dans laquelle se forme le cœur. Dès le début du stade V 2, la formation de trois grands cæcums (antérieur, moyen et postérieur) est visible grâce à l'apparition des premières scissures du vitellus. Au stade V 3, on peut déjà observer la présence de lignes qui indiquent l'emplacement des futurs cæcums accessoires antérieurs. Au stade V 6, apparaissent sur le cæcum postérieur des lignes délimitant les cæcums accessoires dorsaux. Au stade V 7, les trois grands cæcums sont différenciés. Les cæcums antérieur et postérieur possèdent des sacs accessoires dorsaux, alors que le cæcum moyen n'en possède pas.

Le cœur : la gouttière dorsale qui commence à se différencier au stade V 2 et qui donnera le cœur se développe tout au long de cette phase jusqu'au stade V 8, stade auquel le cœur commence à battre.

La différenciation des yeux : elle commence dès le stade V 2 ; ce ne sont d'abord que deux aires à peine visibles. Au stade V 3, l'emplacement des yeux n'est représenté que par deux taches dont la pigmentation s'accentue progressivement. Le cristallin ne commence à être visible qu'à partir du stade V 7.

La pigmentation : le processus de pigmentation commence à se manifester dès le stade V 1. Le premier pigment qui apparaît est un pigment marron jaune de faible intensité, qui se dépose sur l'aire dorsale de l'embryon. Au stade V 4, apparaît un second pigment marron violacé qui se dépose au niveau du trochanter, du fémur, de la patella et du tibia. Sur le corps, ce pigment délimite des aires correspondant aux futurs segments de l'opisthosoma. Peu à peu ce pigment devient gris. Au stade V 7, il se dépose au bord antérieur du prosoma, en arrière des yeux, formant un demi cercle derrière chaque œil et bordant la gouttière à partir de laquelle se différencie le cœur.

Période larvaire

Du 30e au 37e jour se déroule, à 20°C, la période larvaire. Elle se caractérise par la pigmentation de la larve et par les processus préparatoires à la mue. Pendant cette période, la pigmentation s'accentue et la larve commence à se dessiner. Au stade L 1, on observe une pigmentation grise des hanches et jaune des lèvres et des lobes maxillaires. La pigmentation des appendices s'achève et le pigment gris se dépose sur les tarses. Au stade L 2, se manifeste le premier signe du processus de mue : la rétraction des griffes. La pigmentation des chélicères, dernier appendice à se pigmenter, commence à paraître. Le pigment jaune se dépose au niveau de l'articulation des appendices. A partir du stade L 3, le pigment gris se dépose sur l'aire correspondant à la future glande répugnatoire. Les lignes de démarcation des aires opisthosomiennes correspondant au scutum apparaissent et tous les tergites libres, ainsi que les sternites, sont délimités par une pigmentation grise. Au stade L 5 de la période larvaire apparaissent certaines plaques colorées en jaune ; ces plaques sont presque symétriques et occupent les aires du scutum. Le pigment gris forme dans la région médiane une zone plus claire et allongée qui correspond à la zone cardiaque.

La région qui entoure les yeux est, elle aussi, moins pigmentée et s'étend de chaque côté jusqu'à la glande répugnatoire. Au 7e et dernier stade de la période larvaire, le dessin formé par les pigments est plus élaboré ; des zones latérales minces, bien nettes sont colorées en jaune, comme les aires symétriques arrondies du scutum. Le pigment gris se dispose en deux bandes latérales qui entourent une zone médiane ou zone cardiaque à pigmentation grise beaucoup plus claire. La pigmentation et la démarcation des tergites libres et de l'opercule anal sont nettes. A partir du stade L 6, la mobilité des griffes, et en particulier de celles des paires de pattes 3 et 4, se traduit par des mouvements brusques d'extension et de rétraction. Le deuxième article des chélicères est animé d'un mouvement latéral accompagnant le mouvement des pinces. Comme la larve de *P. quinamavidensis* ne présente pas de dent d'éclosion, contrairement à beaucoup d'Opilions, et que la rupture du chorion s'effectue au niveau des chélicères, nous pensons qu'il est possible que les mouvements des chélicères jouent un rôle dans le processus de rupture du chorion.

Table chronologique du développement à 12°C

A 12°C la succession des stades est la même qu'à 20°C. Néanmoins, la durée de ces stades est supérieure. En effet, les œufs ont besoin de 70 jours pour arriver à éclosion. Il faut noter, en particulier, la disproportion de la phase larvaire à l'une et l'autre température (tableau II).

TABLEAU II. Tableau comparatif de la durée des différentes phases du développement

PHASES	20°C	12°C
I et II	10 jours	20 jours
III 1	11 »	21 »
III 2	12 »	23 »
III 3	13 »	25 »
IV 1.	14 »	26 »
IV 2.	15 »	28 »
IV 3.	16 »	30 »
IV 4.	17 »	32 »
IV 5.	18 »	34 »
IV 6.	19 »	36 »
IV 7.	21 »	38 »
V 1.	22 »	40 »
V 2.	23 »	41 »
V 3.	24 »	43 »
V 4.	25 »	45 »
V 5.	26 »	46 »
V 6.	27 »	48 »
V 7.	29 »	50 »
L 1.	30 »	52 »
L 2.	31 »	55 »
L 3.	32 »	59 »
L 4.	33 »	62 »
L 5.	34 »	65 »
L 6.	35 »	68 »
L 7.	37 (éclosion)	70 (éclosion)

Étude à températures constantes

Afin de déterminer la température optimale pour le développement embryonnaire, nous avons soumis 20 œufs à des températures constantes différentes, allant de 5° à 25°C (tableau III).

TABLEAU III

Température	*Résultats*	*Durée*
5°C	Pas de développement	—
8°C	Malformations à partir du stade V 1	
	Arrêt du développement aux stades V 3, V 4	
	Pas d'éelosion	—
11°C	Développement normal	60-79 jours
12°C	Développement normal	70 jours
17°C	Développement normal et 100 % d'éelosion	44 jours
20°C	Développement normal et 100 % d'éelosion	37 jours
25°C	Malformations à partir du stade IV 4 et aucune éclosion	—

A 5°C les œufs ne se développent pas ; ils conservent un aspect normal et sont potentiellement capables de développement s'ils sont portés à des températures plus élevées.

A 8°C ils présentent un écartement exagéré des bourgeons appendiculaires. Leur masse vitelline présente l'aspect de lobes mal délimités et, à partir du stade V 3 — V 4, l'arrêt du développement survient.

A 11°C les œufs se développent jusqu'à l'éclosion dans un laps de temps qui varie de 60 à 79 jours.

A 12°C les œufs se développent jusqu'à l'éclosion en 70 jours.

A 17°C la durée du développement est de 44 jours ; à 20°C, de 37 jours.

A 25°C les œufs n'arrivent pas à éclore ; la première malformation observée est un aplatissement des appendices qui commence à se manifester au stade IV 4 ; sur 20 œufs maintenus à 25°C, 4 seulement sont parvenus au stade d'organogenèse larvaire ; les embryons ne montrent ni fonctionnement du cœur, ni mobilité des appendices ; leur pigmentation est irrégulière, les appendices étant plus pigmentés que le corps ; aucun embryon n'a donné de signes de rétraction des griffes. Nous pensons que la température de 25°C n'est pas léthale pour toute la période du développement, mais seulement à partir de la phase IV.

Étude à températures variables

Nous avons mis plusieurs pontes à une température moyenne de 14°C avec une amplitude thermique variant de 10° à 17°C. Sur quatre pontes, comportant un nombre total de 402 œufs, nous avons obtenu 308 éclosions de larves, soit 76 % de fertilité jusqu'à l'éclosion. La durée du développement embryonnaire dans de telles conditions est de 49 jours. Il est à signaler que la température moyenne de l'année dans la région de Quinamavida (Chili), où ont été récoltés ces Opilions, est de 14,8°C, la moyenne du mois le plus froid étant de 8,5°C et la moyenne du mois le plus chaud de 22,1°C. L'amplitude de l'oscillation thermique journalière est de 14,4°C.

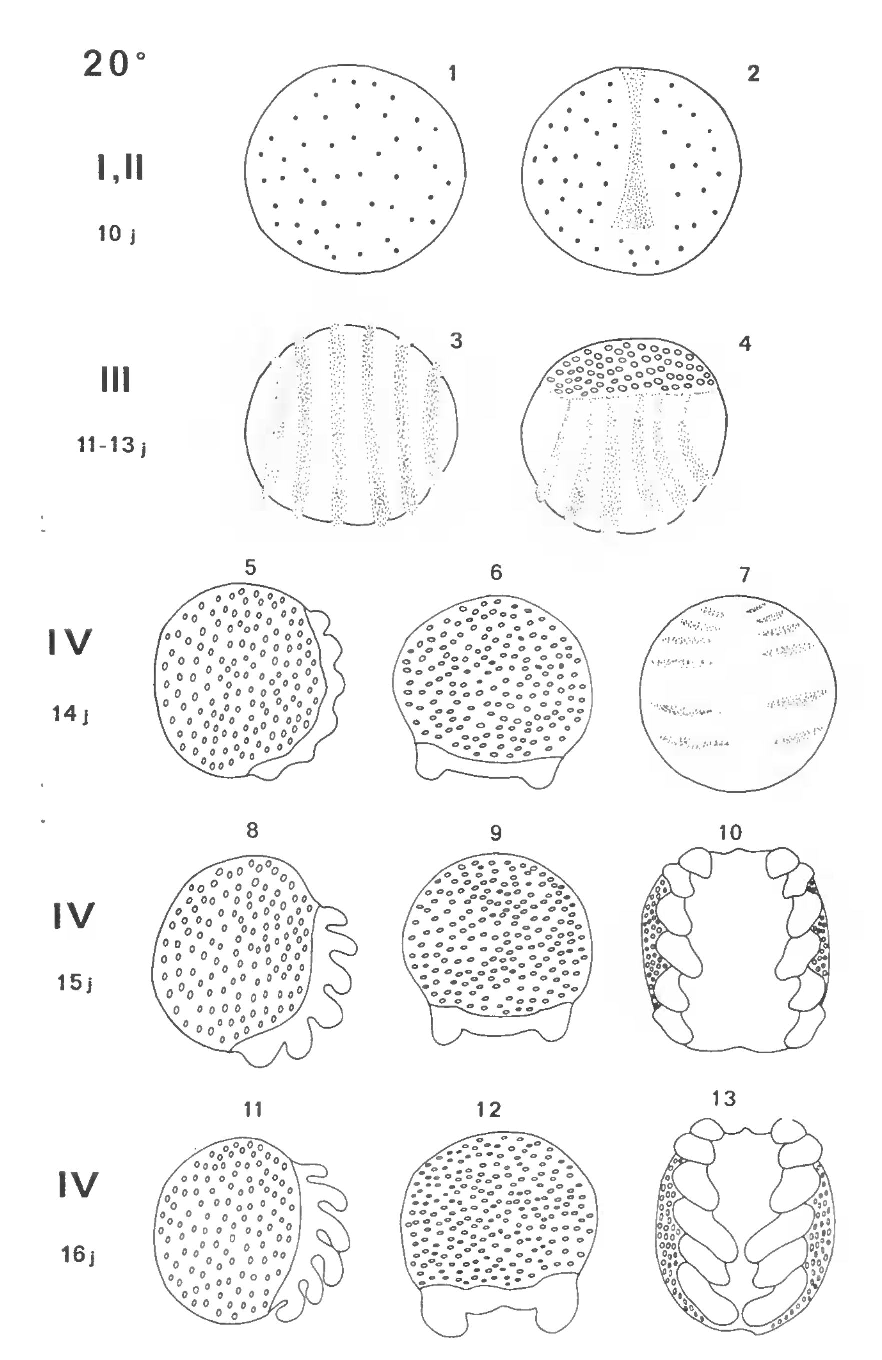
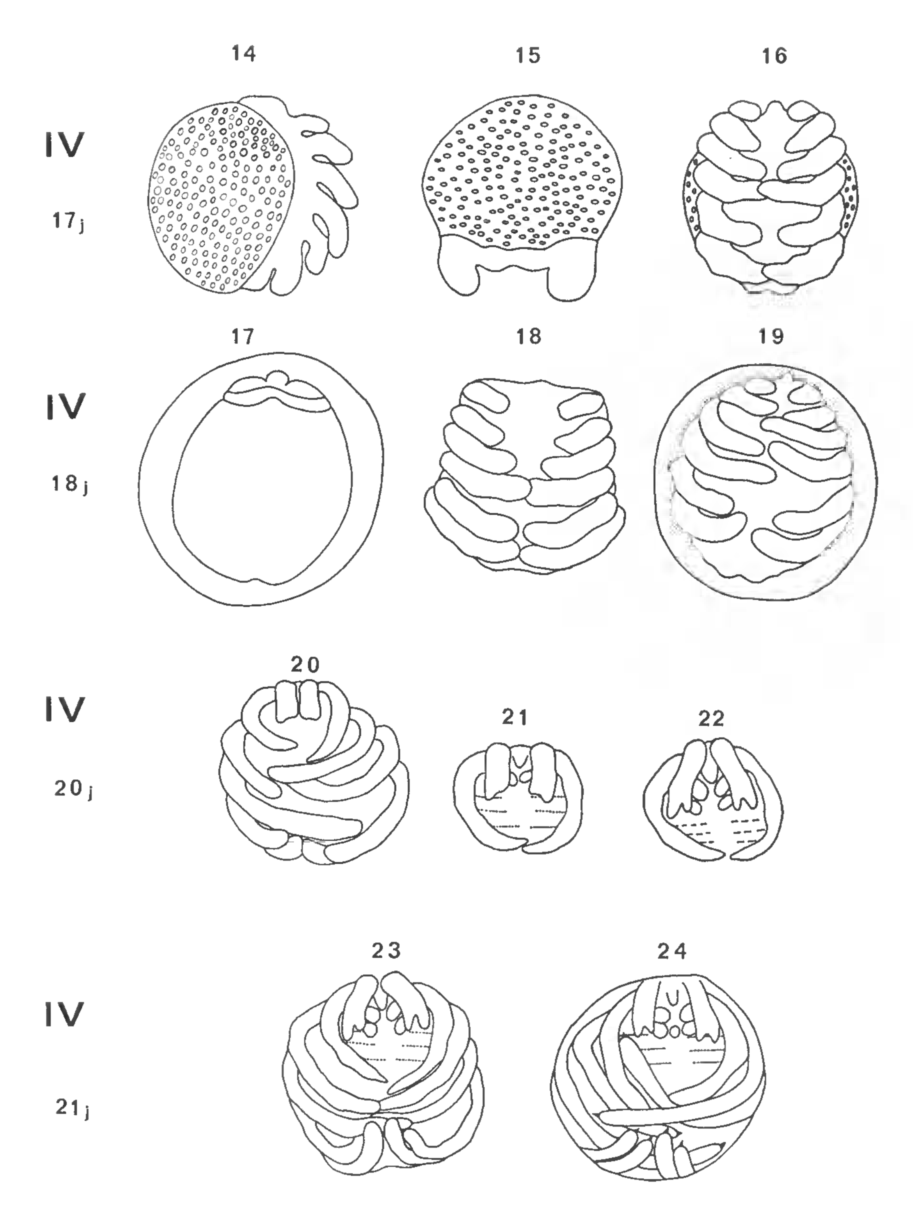


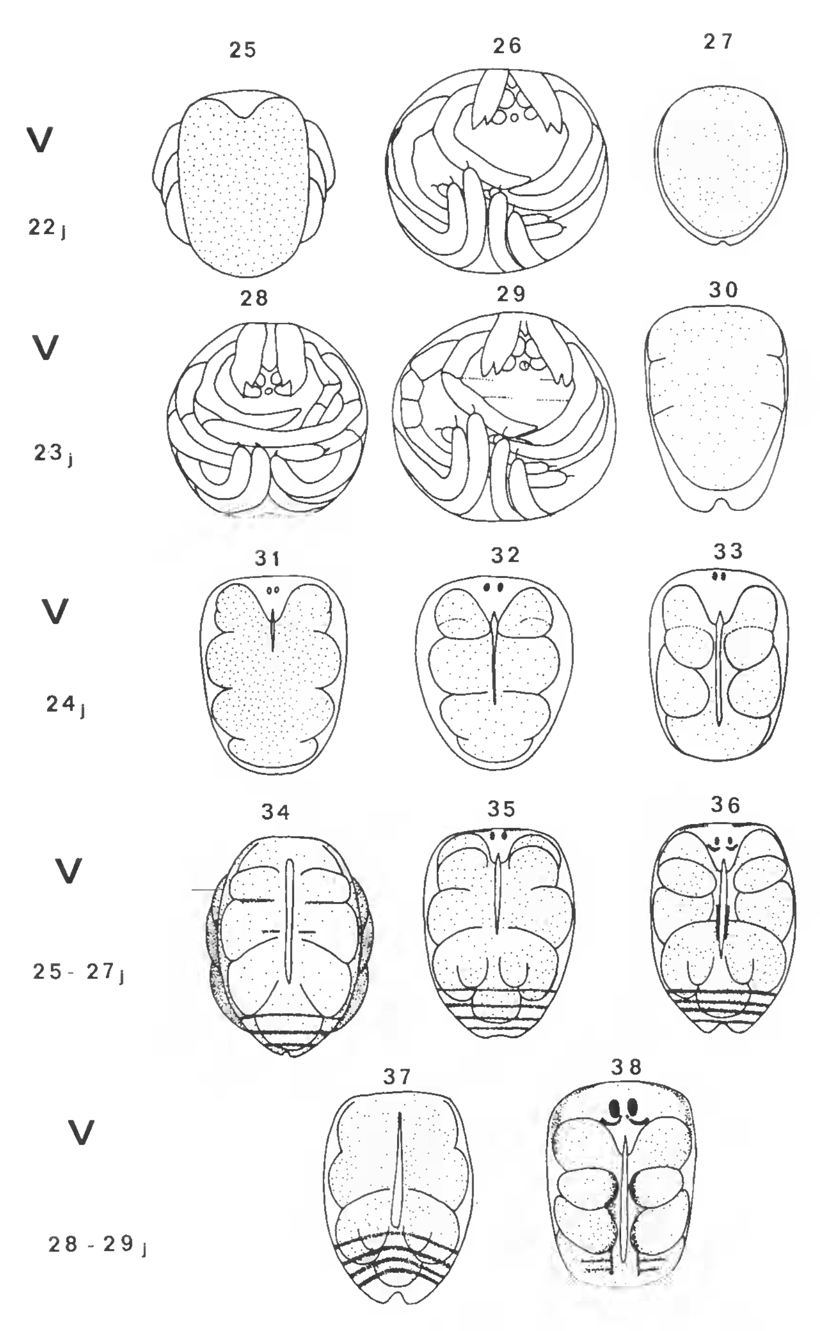
FIG. 1-54. — Tables de développement de *Pachylus quinamavidensis* (× 12).

I. Segmentation ; II. Formation de la bandelette germinative ; III. Métamérisation du prosoma ; IV. Inversion de l'embryon ; V. Organogenèse larvaire ; L. Période larvaire ; j. jours de développement.

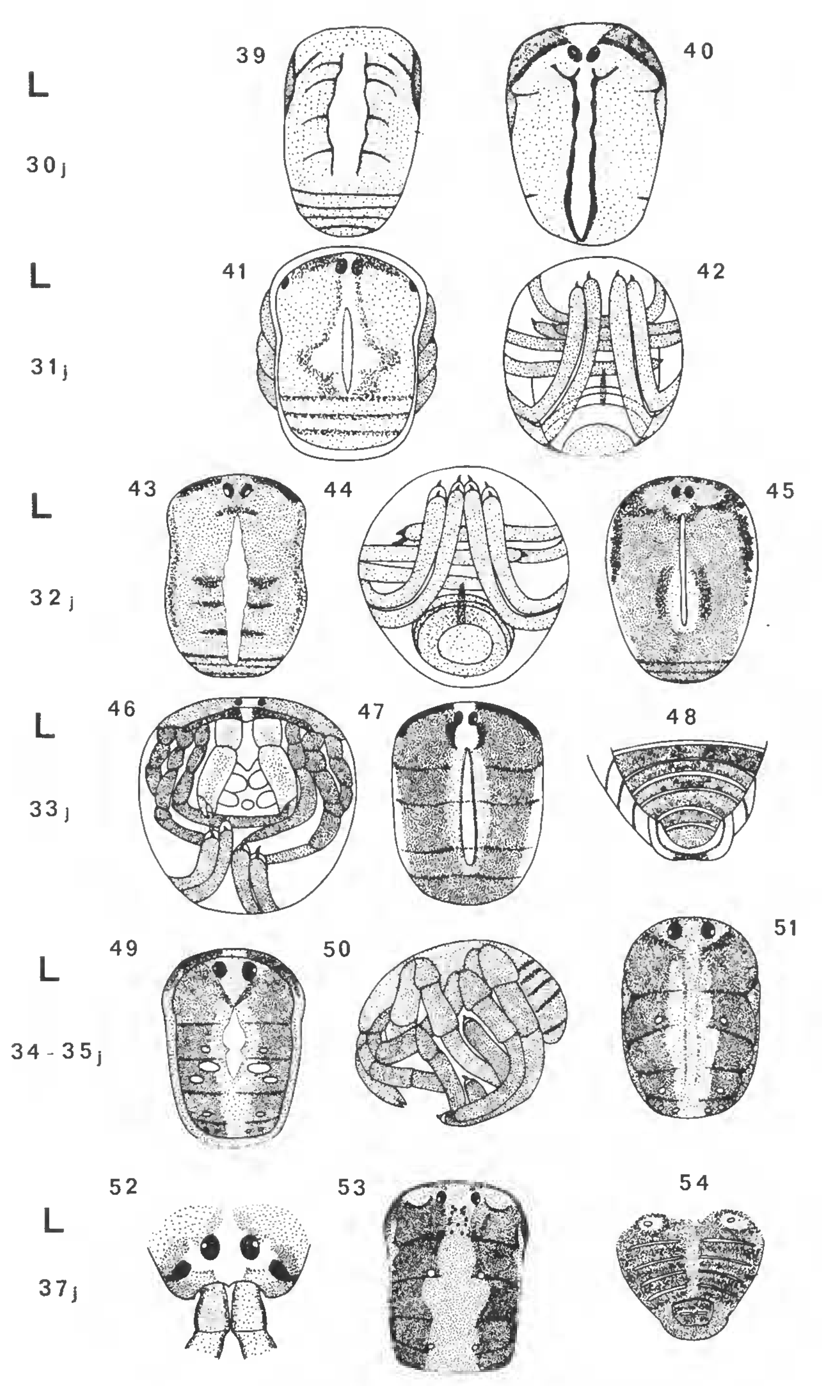
1. — Phase I. 2. — Phase II. 3 et 4. — Phase III, stades 1 à 3. 5 à 7. — Phase IV, stade 1, vues latérale, antérieure et ventrale de l'embryon. 8 à 10. — Phase IV, stade 2. 11 à 13. — Phase IV, stades 3 et 4.



14 à 16. — Phase IV, stade 5. 17 à 19. — Phase IV, stade 6 (replis oculaires). 20 à 22. — Phase IV, stade 7 (formation des pièces buccales). 23 et 24. — Phase IV, stade 8 (formation des pièces buccales).



25 à 38. — Phase V (différenciation des cæcums digestifs, des yeux, du cœur et début de pigmentation).



39 à 54. — Phase larvaire. 39 et 40. — L 1. 41 et 42. — L 2, vues dorsale et ventrale. 43 et 44. — L3, vues dorsale et antéro-ventrale. 45 et 46. — L 4, vues dorsale et antéro-ventrale. 47 et 48. — L 5, vues dorsale et postéro-dorsale. 49 et 50. — L 6, vues dorsale et latérale. 51 et 52. — Début du L7, vues dorsale et antérieure. 53 et 54. — Vues dorsale et postéro-dorsale juste avant l'éclosion.

Conclusions

Les températures auxquelles se développent normalement les œufs de *Pachylus* sont comprises entre 11° et 20°C. La durée moyenne de chacune des phases du développement embryonnaire à 20°C est la suivante :

I. Segmentation : de la ponte au 5e jour
II. Formation de la bandelette germinative : du 5e au 10e jour
III. Métamérisation du prosoma : du 11e au 13e jour
IV. Inversion de l'embryon : du 14e au 21e jour
V. Organogenèse larvaire : du 22e au 29e jour
Larve : du 30e au 37e jour

La rétraction des griffes, premier signe du processus de mue, se manifeste au stade L 2. La larve ne présente pas de dents d'éclosion, contrairement à beaucoup d'Opilions. Les mouvements des pinces des chélicères jouent un rôle dans le processus de rupture du chorion.

La température moyenne de 14°C, avec des températures extrêmes de 10° et 17°C, s'est révélée particulièrement favorable au développement embryonnaire.

A 12°C toutes les phases du développement sont plus longues qu'à 20°C ; par ailleurs, la durée de la phase de segmentation et de formation de la bandelette germinative ainsi que de la phase larvaire est à 12°C double de celle à 20°C.

La température constante de 5°C empêche le développement.

A 8°C, des malformations apparaissent dès le stade V 1 et sont suivies d'un arrêt du développement aux stades V 3 et V 4.

A 25°C les malformations sont observées à partir du stade IV 4 et les œufs n'arrivent pas à éclosion.

Laboratoire souterrain de Moulis C.N.R.S.
Laboratoire des Arthropodes
du Muséum d'Histoire naturelle, Paris

Summary

In *Pachylus*, the eggs usually develop at temperatures comprised between 11°C and 20°C. At 20°, the average duration of each of the embryonic instar is as follows :

1. Segmentation : from the egg-laying to the 5th day
2. Germe layer formations : from the 5th to the 10th day
3. Prosomatic metamerisation : from the 11th to the 13th day
4. Inversion of the embryo : from the 14th to the 21th day
5. Larval organogenesis : from the 22th to the 29th day
   Larva : from the 30th to the 37th day

The retraction of the claws, which is the first indication of the moult process, occurs at the L 2 instar. On the contrary to many other Opilionids, the larva has not took like hatching organ. The movements of the chelicera fingers contribute to rupture the brood-sac wall.

The average 14° temperature, the extremes being 10° and 17°, is particularly favourable to the embryonic development.

At 12°, all the instars are longer than at 20° ; on the other hand, at 12°, the duration of the segmentation, of the germ-layer formation and of larval instars is twice as long as at 20°.

At 5°, the embryo cannot develop.

At 8°, malformations occur from the V 1 instar ; they are followed by a stopping of the development at the V 3 and V 4 instars.

At 25°, the malformations can be observed from the IV 4 instar ; the eggs not hatch.

BIBLIOGRAPHIE

Balbiani, M., 1872. — Mémoire sur le développement des Phalangides. *Ann. Sci. nat.*, **5**, pp. 16-17.

Dawydoff, C., 1928. — Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson Ed.

— 1949. — Développement embryonnaire des Arachnides. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, **6**, pp. 320-385. Masson éd.

Emerit, M., 1968. — Contribution à l'étude de la biologie et du développement de l'araignée tropicale *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93**, 1, pp. 49-68.

Faussek, V., 1891. — Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiiden. *Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersb.*, **22**, p. 2.

Holm, A., 1947. — On the development of *Opilio parietinus*. *Zool. Bidr. Upsala*, **25**, pp. 409-421.

Juberthie, C., 1957. — Développement de deux Opilions Phalangiidae : *Odiellus gallicus* (E. Simon) et *Homalenotus quadridentatus* (Cuvier). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **244**, pp. 2747-2750.

— 1960. — Action de différentes températures constantes sur le développement des œufs de l'Opilion *Odiellus gallicus*. *Ibid.*, **250**, pp. 2079-2081.

— 1962. — Étude des symélies provoquées par la température chez un Opilion (Arachnides). *Ibid.*, **254**, pp. 2674-2676.

— 1963. — Monstruosités observées chez les Opilions. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **35**, 2, pp. 167-171.

— 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. Thèse Doct. Sci. Toulouse, pp. 1-238.

— et A. Muñoz-Cuevas, 1970. — Rôle des organes neuraux d'un Opilion Gonyleptidae, *Pachylus quinamavidensis*, dans la formation des globuli des corpora pedunculata. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **270**, pp. 1028-1031.

Kästner, A., 1934. — Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Darmblindsäcke bei den Opiliones. *Zool. Anz.*, **106**, 11, pp. 257-272.

— 1935. — Opiliones. *In* : Handb. Zool., **3**, 2, pp. 300-393.

Moritz, M., 1957. — Zur Embryonalentwicklung der Phalangiiden (Palpatores), Opiliones, unter besonderer Berücksichtigung der aüsseren Morphologie, der Bildung des Mitteldarmes und der Genitalanlage. *Zool. Jahrb. Anat.*, **76**, 3, pp. 331-370.

— 1959. — Zur Embryonalentwicklung der Phalangiiden (Opiliones, Palpatores). II. Die Anlage und Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium opilio* L. *Ibid.*, **77**, 2, pp. 229-240.

Muñoz-Cuevas, A., 1969. — Recherches sur les Opilions (Arachnida, Gonyleptidae) du Chili. I. Description d'une nouvelle espèce : *Pachylus quinamavidensis* et

remarques sur la morphologie génitale du genre *Pachylus* Koch. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41**, 2, pp. 490-497.

Rüffer, H., 1966. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsbiologie der Weberknechte. *Zool. Anz.*, **176**, 3, pp. 160-175.

Tischler, W., 1967. — Zur Biologie und Okologie des Opilioniden *Mitopus morio* F. *Biol. Zentralblatt*, **86**, 4, pp. 473-484.

Weygoldt, P., 1964. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chelonethi). *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **54**, pp. 1-106.

— 1965. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen. II. *Ibid.*, **55**, 3, pp. 321-382.

Winkler, D., 1957. — Die Entwicklung der aüsseren Körpergestalt bei den Phalangiiden (Opiliones). *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, **33**, pp. 355-389.

Yoshikura, M., 1952. — Preliminary note on the development of the Liphistiid spider : *Heptathela kimurai* Kishida. *J. Sc. Hiroshima Univ.*, ser. B, 1, **13**, 4, pp. 1-4.

— 1954. — Embryological studies on the Liphistiid spider : *Heptathela kimurai*. Part. I. *Kumamoto J. Sc.*, ser. B, **3**, pp. 41-48.

— 1955. — Embryological studies on the Liphistiid spider : *Heptathela kimurai*. Part. II. *Ibid.*, **2**, pp. 1-86.

— 1958. — On the development of a purse-web spider, *Atypus karschi* Dönitz. *Ibid.*, 2, **3**, 2, pp. 73-86.